



GreenLab - (A FUNCTIONAL-STRUCTURAL MODEL GREENLAB FOR PINUS TABULAEFORMIS)

Hong Guo, Xiangdong Lei, Veronique Letort, Yuanchang Lu, Philippe de
Reffye

► To cite this version:

Hong Guo, Xiangdong Lei, Veronique Letort, Yuanchang Lu, Philippe de Reffye. GreenLab -
(A FUNCTIONAL-STRUCTURAL MODEL GREENLAB FOR PINUS TABULAEFORMIS).
Chinese Journal of Plant Ecology, 2009, 33 (5), pp.950-957. 10.3773/j.issn.1005-264x.2009.05.014 .
hal-00781242

HAL Id: hal-00781242

<https://hal.science/hal-00781242>

Submitted on 25 Jan 2013

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

基于GreenLab的油松结构-功能模型

国红^{1*} 雷相东¹ Veronique Letort² 陆元昌¹ Philippe de Reffye²

(1 中国林业科学研究院资源信息研究所,北京 100091) (2 中国科学院自动化研究所中法联合实验室,北京 100080)

摘要 植物结构-功能模型(Functional-structural models, FSMs)将结构模型与过程模型结合起来,用以描述环境机制驱动的植物生长,输出植物的三维结构。GreenLab是一个近年来不断发展着的基于源-汇关系的通用植物结构-功能模型,它多应用于农作物,在树木方面的应用还很少。该文以幼龄油松(*Pinus tabulaeformis*)为研究对象,首次将GreenLab模型应用到虚拟树木生长的研究中。采用破坏性取样,实测了9株油松幼树的形态结构、拓扑结构和器官生物量信息,根据拓扑编码体系组织数据。模型的直接参数是通过实测数据获得的,隐含参数是利用非线性最小二乘法拟合反求获得的。对模型的假设进行了验证,并对模型的模拟效果进行了评估,结果表明:节间总鲜质量、树木叶总鲜质量、节间鲜质量、节间长度观测值和模型模拟值建立的回归方程的决定系数在0.78~0.91之间,因此该模型较真实地反映了油松的结构和生长过程。提出的树木结构和生物量测量及编码方法,可作为针叶树建立结构-功能模型的参照。

关键词 林木结构-功能模型 生物量生产和分配 拓扑结构 源-汇关系 油松

A FUNCTIONAL-STRUCTURAL MODEL GREENLAB FOR *PINUS TABULAEFORMIS*

GUO Hong^{1*}, LEI Xiang-Dong¹, Veronique Letort², LU Yuan-Chang¹, and Philippe de Reffye²

¹Research Institute of Forest Resource Information Techniques, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China, and ²Sino-French Laboratory of Informatics, Automation and Applied Mathematics, Institute of Automation, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China

Abstract *Aims* Functional-structural plant modeling is concerned with the integration of architecture and resource allocation as aspects of plant function. It can depict the three-dimensional presentation of plants for use in analyzing individual tree growth and interactions between structural architecture and resource allocation in environments. Our objective was to parameterize and validate the functional-structural model GreenLab for young *Pinus tabulaeformis* to simulate its growth. Few studies have applied the GreenLab model to trees.

Methods Destructive sampling was done to collect detailed data including structure and biomass measurements from 9 young *P. tabulaeformis* trees. We used the functional-structural GreenLab model that has been successfully calibrated for several crops. To extend its application in tree growth analysis, we validated the basic hypotheses of the model such as constant allometry rules and source-sink relationships. Direct parameters were attained from the measurement data and hidden parameters of the model were calibrated using the generalized least squares method.

Important findings Simulations of *P. tabulaeformis* growth based on the fitted parameters were reasonably accurate. The coefficients of determination of linear regression equations between observations and predictions ranged from 0.78 to 0.91. The topological code system was set up to analyze tree topological structure for simulation. The calibrated parameters can be used to simulate and visualize 3D representation of pine trees. The methods for measuring tree topology and biomass and coding system can serve as a reference for the development of functional-structural models of coniferous trees.

Key words tree functional-structural model, biomass production and allocation, topological structure, source-sink relationship, *Pinus tabulaeformis*

收稿日期: 2008-10-22 接受日期: 2009-05-15
基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项基金(RIFRIGTZGZ2007008)、国家自然科学基金(60073007和30872022)和国家林业局948引进项目(2008-4-63)
* E-mail: hongguo@caf.ac.cn

DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2009.05.014

树木的形态结构在其生长过程中起着重要的作用, 纯粹的结构模型常常缺少与生理生态过程的联系, 而过程模型往往简化了树木的结构。结构-功能模型既考虑了植物的形态结构, 又考虑了其生理生态过程, 并能描述植物各器官的三维动态的生长(Sievänen *et al.*, 2000)。自20世纪90年代起, 结构-功能模型逐渐成为植物生长模型领域的一个研究热点(de Reffye & Blaise, 1999)。它不仅可定量地模拟植物的生长, 而且能更直观地模拟植物生长过程的变化, 发现传统研究方法和技术手段难以观察到的规律, 缩短试验周期和节约费用。LIGNUM模型将过程模型和树木树冠的详细描述结合起来, 目前已应用于樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、北美短叶松(*P. banksiana*)和糖槭(*Acer saccharum*)幼苗的生长模拟中(Perttunen *et al.*, 1996, 1998, 2001)。ECOPHYS模型(Rauscher *et al.*, 1990)和SIMWAL模型(Le Dizé *et al.*, 1997)将详细的过程模型与三维结构描述相整合, 分别模拟了欧洲山杨(*Populus tremuloides*)幼苗和核桃(*Juglans regia*)结构的动态性和同化物的分配。但目前这类模型大多还处于发展的初级阶段, 它们或者在植物结构模拟方面过于简化(如LIGNUM), 或者还没有进行过验证(如L-PEACH) (马韞韬等, 2006)。

GreenLab模型是由中国科学院自动化研究所中法联合实验室、法国国家信息与自动化研究院、法国农业发展国家中心等单位部门共同建立的, 基于一系列植物学知识所作的假设, 兼顾植物形态和植物功能的模型(Hu *et al.*, 2003)。其中, 源-汇驱动是其功能模型的主要机理。该模型采用双尺度自动机模拟植物结构的形成, 通过模拟植株的生物量生产与基于植株拓扑结构的生物量分配, 以及器官生物量积累与器官形态的关系, 并行模拟植物结构-功能过程, 从而可较精确地模拟植物的生长。GreenLab通过在模型间建立迭代关系来并行模拟植株的功能与结构的反馈关系, 只需确定少量参数就能模拟树木生长, 与其他模型相比, 该模型在机理性和简洁性方面都具有明显的优势(马韞韬等, 2006)。目前, 这一模型主要用于农作物虚拟生长的研究(Yan *et al.*, 2004; Guo *et al.*, 2006)。例如: 展志岗等(2001)依据植物

结构-功能相互作用机理, 建立了能模拟小麦(*Triticum aestivum*)生长发育与形态结构组成的虚拟模型; Guo等(2006)和马韞韬等(2006)成功地将结构-功能模型应用于玉米(*Zea mays*)模型的构建中; Dong等(2003)将其应用到番茄(*Lycopersicon esculentum*)生长和建模研究中。与农作物相比, 树木在形态结构和生理过程方面更为复杂, 因此, GreenLab模型的应用研究较少。Zhan等(2003)利用模拟树木数据对这一模型进行了检验, 尚未应用真实的测量数据。本研究以油松(*Pinus tabulaeformis*)为对象, 首次将GreenLab模型应用于林业, 提出了从树木测量、拓扑分析、建立目标文件, 到获取模型参数、进行模型检验的一系列方法, 并利用法国中央理工大学(ECP)开发的DigiPlante软件(Cournède *et al.*, 2006), 根据获得的参数, 实现了油松幼树动态三维可视化的模拟, 可为林木结构-功能模型的建立提供参考依据。

1 研究材料

研究所选用的油松采自北京市昌平区十三陵林场(40°20' N, 116°15' E)生长环境开阔的苗圃, 测量时间在2006年4月。这些幼树的水分和养分条件都较充足。采用典型取样的方法, 选择生长良好的典型幼树, 选出2株1年生、2株2年生、3株3年生和2株5年生的幼树作为试验对象。

2 研究方法

2.1 GreenLab模型结构单元及其基本概念

在结构功能模型中, 树木的结构用与植物学及植物形态相符合的可复制的单元表示。由于形态结构存在自相似性, 即局部与整体相似, 结构模型中一般先将树木分为若干结构单元(Halle *et al.*, 1978; Perttunen & Sievänen, 2005), Sievänen等(2000)将这一结构单元称为基本单元(Ideal elementary unit, IEU)。GreenLab模型中, 地上部分的基本单元用节元(Metamer)表示, 与之相关的树木组件有节间(Internode)和生长单元(Growth unit, GU)。下面列出了结构单元及其相关概念。

节间通常是指芽与芽之间的树枝部分。对于针叶树油松来说, 一个生长周期内生成许多的芽, 因此, 存在许多节间, 本文中提到的节间是指一

个生长单元的节间部分。

节元是指一个节间和附着于节间上的腋芽以及叶的总和,但不包括任何从腋芽上抽出的新梢(Caraglio & Barthelemy, 1997)。

生长单元由一个或几个连续的节间及其附属器官组成,是植物轴节律性生长的结构分生单位。每个生长单元的节间数可能固定或变化(Room *et al.*, 1994)。

生长周期(Growth cycle, GC)是指生成一个生长单元所经历的时间。生理年龄(Physiological age, PA)是和实际生长年龄(Chronological age)相对应的概念。在GreenLab模型中,这一概念用来区别不同位置、具有不同形态特征的枝,一个生理年龄对应一个类型的枝,假设相同生理年龄的枝有相同的结构和功能参数(康孟珍, 2003)。

拓扑结构(Topological structure)是指树木各器官之间的物理连接关系,不考虑具体器官的几何形态特征。

2.2 几何结构模型

几何结构模型是指树木整体和器官(根、茎、节间、叶、花或果实等)的三维几何形态描述(雷相东等, 2006)。本研究主要考虑油松的两类器官——节间和叶的几何结构。

2.2.1 节间

节间用圆柱体来表示。如果体积已知,根据异速生长模型就可以计算出节间面积和长度,如公式(1)和(2)所示(de Reffye & Blaise, 1999; 宋有洪等, 2003):

$$l_e(j) = \sqrt{b_e} |q_e(j)|^{\frac{1+\beta}{2}} \quad (1)$$

$$S_e(j) = \frac{1}{\sqrt{b_e}} |q_e(j)|^{\frac{1-\beta}{2}} \quad (2)$$

式中, $l_e(j)$ 、 $S_e(j)$ 和 $q_e(j)$ 分别是第 j 个生理年龄的节间长度、节间截面积和节间的生物量;其中, b_e 和 β 分别为节间圆柱体的比例和形状系数。

2.2.2 叶

对于针叶的形态构建,一般有半圆柱形和圆柱形两种构建方法。在此,用半圆柱形来构建针叶。根据杨东和杨秀琴(2004),针叶的叶面积与针叶的生物量成正比,可用公式(3)来描述这种关系:

$$LA = \frac{q_a}{SLW} \quad (3)$$

式中, LA 为针叶的叶面积, q_a 为针叶的生物量, SLW 为针叶的比叶重(Specific leaf weight)。

2.3 拓扑结构分析、编码和生物量测量

树干和各级分支组成了复杂的拓扑结构,特别是随着树木年龄的增大,分枝越多,拓扑结构越复杂。图1给出了5年生油松的拓扑结构。拓扑结构编码对于描述树木分枝结构是非常重要的。本文在对油松幼树进行拓扑结构分析的基础上,建立了较简便的拓扑编码体系。



图1 5年生油松拓扑结构
Fig. 1 Topological structure for 5-year-old *Pinus tabulaeformis*

首先,确定树干的分枝级别(Branching order)(Godin *et al.*, 1999)为0,则主干上的侧枝的分枝级别为1,成为一级枝,而侧枝的分枝被称为二级枝,依次类推。把不同级别的分枝表示为不同的生理年龄,设树干的生理年龄为1,一级枝的生理年龄为2,依次类推。由于1~5年生幼树分枝级别最多为三级枝,因此,生理年龄最大为4。

一般来说,油松枝干1 a生长出一个新梢,因此将油松的生长周期定为1 a。对于油松幼树来说,每年生长的树枝部分及依附在节间上的叶构成一个生长单元,生长单元的树枝部分称为节间。

本文设计了如图2所示的编码体系。A为树干的节间次序即树干的第A个节间,记为GUA; B为GUA上面生出的第B个枝,记为GUAB, C为枝GUAB上的节间次序,记为GUABC,依次类推,

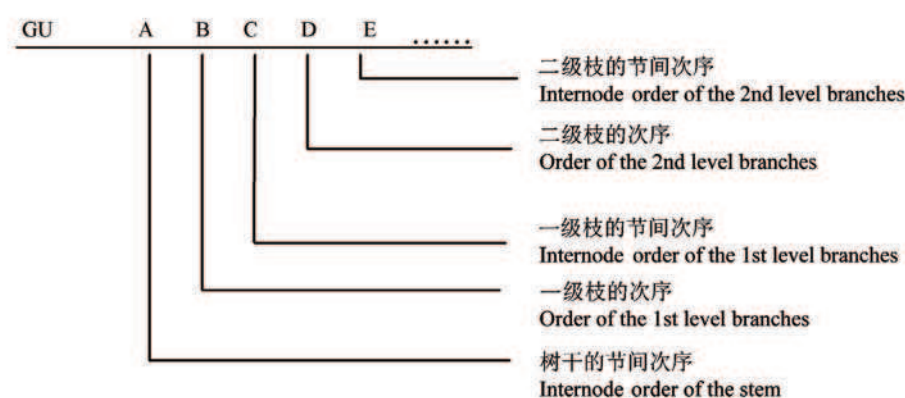


图2 拓扑编码体系图
Fig. 2 Topological code system
GU: 生长单元 Growth unit

直到最后一级枝的节间编码, A、B、C、D、E均用两位数字表示。以图1画圈标注部分为例, 它附着于树干的第二个节间GU02, GU02有1个枝GU0201, 它属于此枝的第1个节间, 因此记为GU020101。其他节间依此类推。这样, 每个节间被赋予一个唯一的编码。

在测量时, 用剪刀或锯将各个生长单元分解, 并将附于上面的叶取下, 将剩余部分即生长单元的节间用电子天平称其生物量鲜质量(g), 用游标卡尺(0.01 mm)测定各个节间的基径(cm)和长度(cm), 用电子天平称量节间的生物量鲜质量(g), 将测量结果按照拓扑编码记录。

2.4 GreenLab功能模型

GreenLab模型是在时间上离散的模型, 以植物生长所对应的生长周期为步长, 它包含许多内容, 这里仅介绍用于油松幼树研究的模型。物质源-汇模型是GreenLab功能模型的核心内容。GreenLab模型假设的源(Source), 是指能够进行生物量生产的叶子; 汇(Sink), 是指可以参与生物量的分配(需求)的一切器官。因而, 物质源-汇模型也就是生物量生产和分配模型。

2.4.1 生物量的生产

光合作用是植物生长的物质来源的基础, 叶子通过利用太阳光能、CO₂和水分进行光合作用, 获得整个植株的生物量, 因而, 叶子是除了最初的种子以外的整个植株生物量的来源。GreenLab模型假设水在植物体内的传输受控于植物的结构组成以及各部位的水力阻抗, 假设主要的水力阻抗位于叶当中, 并且所有活动的叶是并行作用的

(Zhan *et al.*, 2003), 因而, 生物量生产的多少, 取决于能够进行光合作用的叶的数量及其状态。用基于经验的非线性功能模型(Yan *et al.*, 2004)来模拟植株在第*i*个生长周期所生产的生物量, 如公式(4)所示:

$$Q(i) = \frac{E(i)Sp}{r} \left(1 - \exp \left(-\frac{1}{Sp} \sum_{j=1}^{n(i)} S_j \right) \right) \quad (4)$$

式中, $Q(i)$ 是指第*i*个生长周期所生产的生物量, $E(i)$ 是指第*i*个生长周期的环境因子, $n(i)$ 是第*i*个生长周期能够进行光合作用的叶的个数。由于幼苗选自开阔区域, 养分和水分条件充足, 此处没有考虑环境因子的影响, 所以环境因子均设置为1; Sp 为植株投影面积(马韞韬等, 2006), 这里的*r*系指与蒸腾作用相关的水力阻抗, S_j 是指第*j*个叶子的表面积, 因而 $\sum_{j=1}^{n(i)} S_j$ 指的是第*i*个周期的总叶面积。

2.4.2 生物量的分配

在生物量的分配中, GreenLab模型假设树木每个生长周期生产的能量先汇集于一点, 然后再根据各器官的汇强(Sink strength, 树木各器官获取同化物的能力)进行分配。在生物量分配模型中, 假设相同类型的器官汇强在不同生长周期是恒定的, 则第*o*类器官的汇强为 P_o 。对于生长周期*i*, 第*o*类器官所获得的生物量可以表示为公式(5):

$$q_o(i) = \frac{P_o}{D(i)} \cdot Q(i-1) \quad (5)$$

式中, $q_o(i)$ 为第*o*类器官在第*i*个生长周期获

取的生物量, $D(i)$ 为树木在第*i*个生长周期的能量需求总和, $Q(i□)$ 系指第*i*□个生长周期所生产的生物量。

单株树木在第*i*个生长周期对于生物量的总需求可以表示为:

$$D(i)=\sum_oP_o\cdot Nb_o(i)$$

(6)

式中, *o*表示器官类型, 包括针叶和节间两种类型, Nb_o 是器官类型*o*的个数。

在油松模拟中, 认为节间和叶的生长是即时扩张的(Immediately expansion), 因而可以根据各生理年龄新梢的节间及上面的叶的生物量比率求出节间和叶的汇强。GreenLab模型计算汇强时, 首先假设生理年龄为1时, 第*i*个周期新梢上针叶的汇强为1, 则新梢上节间的汇强可由公式(7)得到:

$$P_o(k)=\frac{\overline{q_o(k,i)}}{q_a(1,i)}$$

(7)

式中, $\overline{q_o(k,i)}$ 是第*k*个生理年龄、第*i*个周期新梢上器官的汇强。

3 结果和分析

3.1 参数求解

本文所要计算的参数包括两个部分: 一类是可以的实际测量的数据观察或者直接计算获得的参数, 另一类是通过模型推导得到的隐含参数(Hidden parameter)。对于直接参数, 本文通过计算9株不同年龄幼树的实测数据获得; 在推导隐含参数时, 是将9株幼树的拓扑结构信息和生物量信息分别填写到1个目标文件(Target file)(Yan *et al.*, 2004)中, 通过应用基于最小二乘法原理开发的Corner Fit程序(展志岗等, 2001), 反求9株幼树的平均的隐含参数。

3.1.1 直接参数

在油松幼树模拟中, 直接可以得到的参数包括: 节间、叶的汇强, 不同生理年龄的节间的形状参数 b_e 、 β , 针叶的功能时间*T*和针叶的几何参数, 参见表1。

节间、叶的汇强根据公式(7)求出, 两者的比率关系如图3所示。根据其比率关系, 可以求出各生理年龄的节间 P_e 和叶的汇强 P_a 。从图3来看, 各

表1 油松幼树模型参数表
Table 1 Parameters for *Pinus tabulaeformis* saplings

参数 Parameter	PA 1	PA 2	PA 3	PA 4
P_e	0.65	0.25	0.08	0.03
P_a	1.00	0.95	0.18	0.10
T	3 a			
SLW	0.08 g·cm ⁻²			
b_e	47.75	134.33	270.93	190.71
β	□0.06	0.06	□0.12	0.50
Sp	0.13 m ²			
r	0.48			

P_e : 节间汇强 Internode sink P_a : 针叶汇强 Needle sink
 T : 针叶功能时间 Needle functioning time SLW : 比叶重 Specific leaf weight b_e : 不同生理年龄节间的比例系数 The scale coefficient of internodes of different physiological ages β : 不同生理年龄节间的形状系数 The form coefficient of internodes of different physiological ages Sp : 植株投影面积 Plant projection area r : 水力阻抗 Water resistance PA *i*: 第*i*个生理年龄 Physiological age *i* (*i*=1, 2, 3, 4)

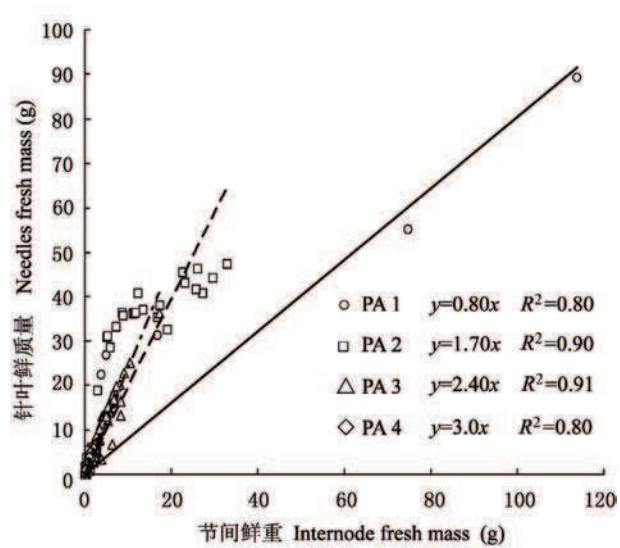


图3 节间鲜重和针叶鲜质量比率
Fig. 3 The ratio of internode fresh mass to needles fresh mass
PA *i*: 第*i*个生理年龄 Physiological age *i* (*i*=1, 2, 3, 4)

生理年龄的决定系数 R^2 在0.60~0.91之间, 除PA2外, 其他生理年龄拟合效果较好, PA2拟合结果较差, 根据观测可知, PA2即一级枝有随着年龄增长长势退化的规律。

不同生理年龄的节间的形状参数 b_e 、 β 根据公式(1)由实际测量数据拟合求出, 如表1所示。图4是节间异速生长规律图, 表述了各生理年龄节间鲜质量和节间长度的关系。各生理年龄的 R^2 在0.89~0.96之间时, 拟合效果较好, 说明油松幼

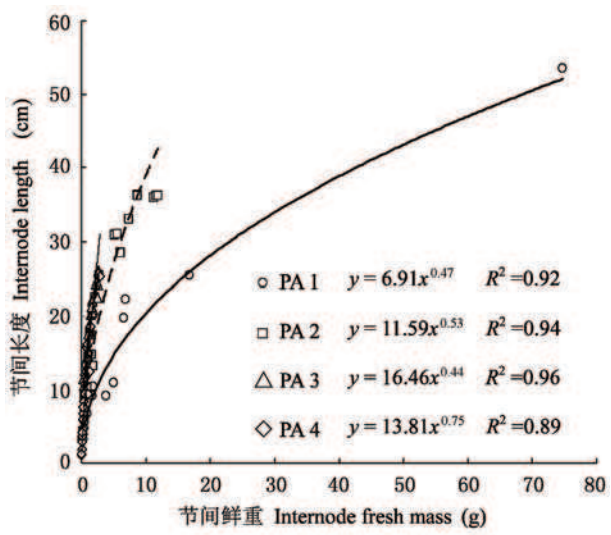


图4 节间异速生长规律
Fig. 4 Internode allometry
PA *i*: 第*i*个生理年龄 Physiological age *i* (*i*=1, 2, 3, 4)

树的节间生长满足(1)式的异速生长规律。

针叶的功能时间(Functional time)是叶子可以进行光合作用的最长时间, 根据实际测量, 油松针叶最长的生长周期是3 a, 所以其功能时间为3 a。

针叶的比叶重 SLW 根据杨东和杨秀琴(2004)得到。

3.1.2 隐含参数

另有一类生理生态参数, 它们隐含在植物生物量生产和分配的过程中, 不能从实验数据中直接求得, 需要通过将基于植物拓扑结构测定的器官生物量和形态数据输入到目标文件中, 根据非线性最小二乘法原理反求才能得到, 称之为隐含参数。在油松幼树中隐含参数包括针叶的投影面积参数 Sp , 叶子的水力阻抗 r 。本文利用Corner Fit程序求出油松幼树的隐含参数, 如表1所示。

3.2 模型的校准

将9株树木按照分支结构的不同分为3类, 分别填写目标文件, 反求出隐含参数, 从而获得模拟数据。本文根据油松幼树的实际测量数据与模拟数据进行对比, 并建立实测值和模型模拟值间的线性回归方程, 对结构-功能模型进行校准。图5A、5B分别是4个年龄(1、2、3和5 a)油松幼树的树木节间总鲜质量和树木叶总鲜质量实测值和模型模拟值的比较, 方程决定系数 R^2 分别为0.91和0.85; 图5C、5D是9株树木树干的不同生长单元的

节间鲜质量和节间长度的比较, R^2 分别为0.80和0.78。由此可见, GreenLab模型可以较好地模拟油松幼树的生物量和形态。关于各级枝的模拟值与实测值, 由于数据量大, 枝与枝之间的差异也较大, 所以模拟效果没有树干的模拟效果好, 这里不一一列出。

3.3 幼树形态模拟及可视化

结构-功能模型的一个重要特征就是可以输出植物的三维结构和生长情况, 因此它可以为可视化研究提供参数。根据计算获得的直接参数和隐含参数, 利用建立的模型模拟出各生长周期的器官生物量、器官形态特征值(如节间的长度、直径等), 调用DigiPlante软件(Cournède *et al.*, 2006)的器官形态模块, 即可模拟出油松幼树的三维形态。图6是油松1、3和5 a时的形态结构模拟图。

4 结论和讨论

本文以幼龄油松为研究对象, 把GreenLab结构-功能模型应用于单株树木的生长模拟和可视化研究上, 提出了一套针对树木的形态结构测量、拓扑分析、数据编码及可视化模拟的方法, 并对模型进行了参数求解和校准, 为GreenLab模型在树木上的应用奠定了一定的基础。可以看出, GreenLab模型既可以模拟树木的生长变化和生物量分配, 又可以输出树木的三维结构信息, 从而实现基于生物学机制的树木生长的三维可视化, 在模拟树木的生长方面有很大潜力, 对于定量研究树木的生长规律, 以及树木与环境、树木与森林经营的相互作用有重要的意义。

本研究建立的树木拓扑结构编码体系, 对每一个生长单元进行编码, 从而使树木的测量、记录、分析以及拓扑结构的重建变得高效和清晰。但器官水平的树木形态结构的测量仍需要花费大量的时间, 尤其对于年龄更大的树木来说, 时间将会更长。因而, 在尽量满足模型参数求解需要的前提下, 如何找到简化的测量方法, 显得十分必要。

本研究是GreenLab结构-功能模型在针叶树生长模拟和可视化应用上的首次尝试, 研究对象仅是在开阔地上生长的幼龄油松, 没有考虑环境因素和竞争因素的影响; 由于测量需要花费大量的时间和物力, 样本数量也受到一定的限制; 此外, 没有对模型进行过检验, 因此本研究结果具有一定的局限性, 需要在加大样本数量的基础上,

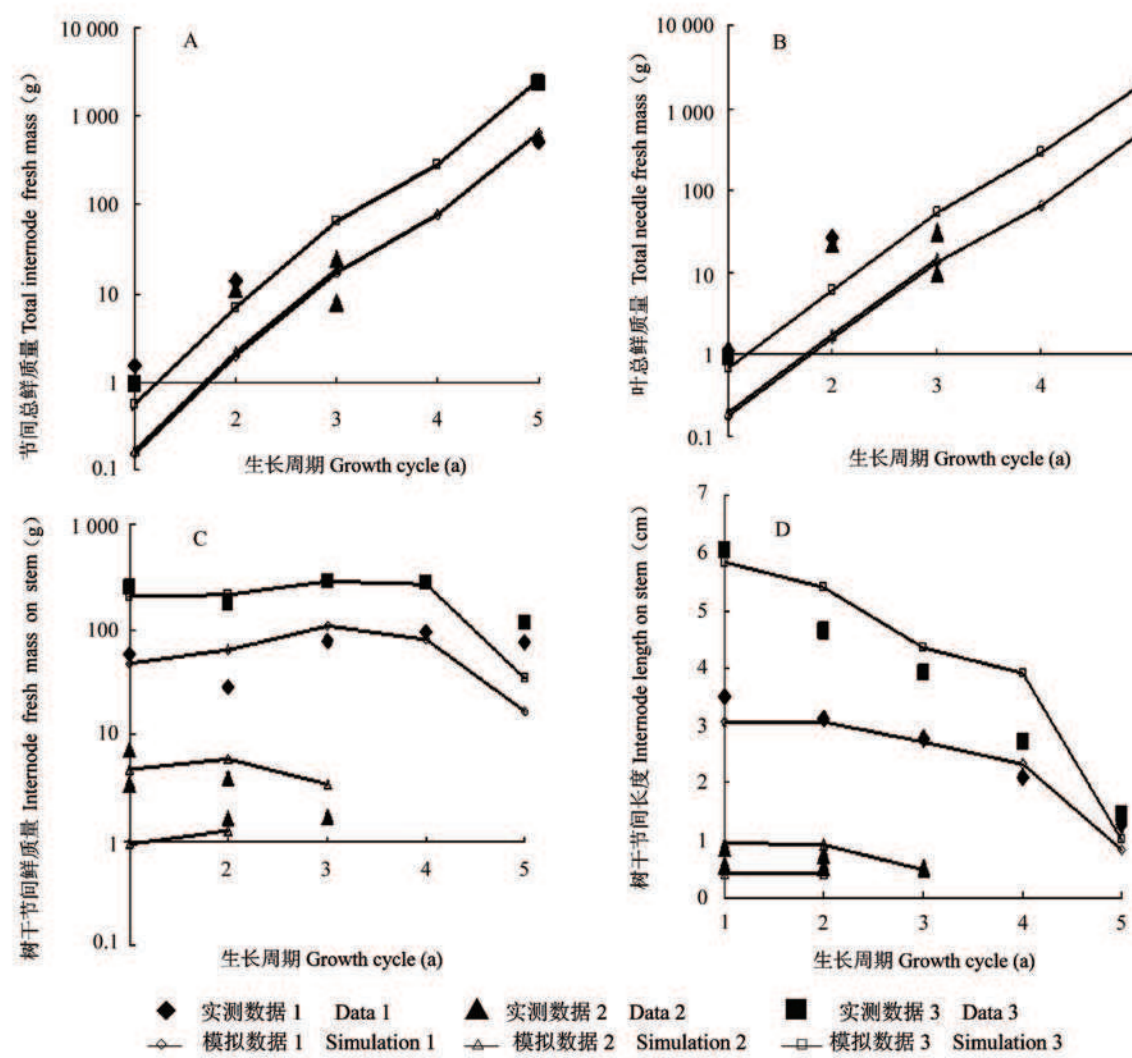


图5 模型校准
Fig. 5 Model calibration



图6 油松幼树形态三维可视化(1、3和5年)
Fig. 6 3D visualization for *Pinus tabulaeformis* saplings (1a, 3a, and 5a)

进一步考虑环境因素、引入个体间的竞争, 以便更精确地模拟树木的三维结构和生长。

参 考 文 献

Caraglio Y, Barthelemy D (2007). Plant morphology and architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach of plant form and ontogeny. *Annals of Botany*, 99, 375-407.

Cournède PH, Kang MZ, Rostand-Mathieu A, Yan HP, Hu BG, de Reffye Ph (2006). Structural factorization of plants to compute their functional and architectural growth. *Simulation*, 82, 427-438.

de Reffye Ph, Blaise F (1999). Calibration of a hydraulic architecture-based growth model of cotton plants. *Agronomie*, 19, 265-280.

Dong QX, Wang YM, Barczi JF, de Reffye Ph, Hou JL (2003). Tomato growth modeling based on interaction of its structure-function. In: Hu BG, Jaeger M eds.

Plant Growth Modeling and Applications: 2003' International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Their Applications. Tsinghua University Press-Springer, Beijing, 250-262.

Godin C, Costes E, Sinoquet H (1999). A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Annals of Botany*, 84, 343-357.

Guo Y, Ma YT, Zhan ZG, Li BG, Dingkuhn M, Luquet D, de Reffye Ph (2006). Parameters optimization and field validation of the functional-structural model Greenlab for maize. *Annals of Botany*, 97, 217-230.

Halle F, Oldeman RAA, Tomlinson PB (1978). *Tropical Trees and Forests: an Architectural Analysis*. Springer-Verlag, Berlin.

Hu BG, de Reffye Ph, Zhao X, Yan HP, Kang MZ (2003). GreenLab: a new methodology towards plant functional-structure model—structural aspect. In: Hu BG, Jaeger M eds. *Plant Growth Modeling and Applications: 2003' International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Their Applications*. Tsinghua University Press-Springer, Beijing, 21-35.

Kang MZ (康孟珍) (2003). *Functional and Structural Stochastic Plant Modeling Based on Substructures* (基于子结构的植物功能结构随机模型). PhD dissertation, Institute of Automation, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 21. (in Chinese)

Le Dizè S, Cruiziat P, Lacoïnte A, Sinoquet H, Le Roux X, Balandier PH, Jacquet P (1997). A model for simulating structure-function relationships in walnut tree growth processes. *Silva Fennica*, 31, 313-328.

Lei XD (雷相东), Chang M (常敏), Lu YC (陆元昌), Zhao TZ (赵天忠) (2006). A review on growth modeling and visualization for virtual trees. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 42(11), 123-131. (in Chinese with English abstract)

Ma YT (马韞韬), Guo Y (郭焱), Zhan ZG (展志岗), Li BG (李保国), de Reffye Ph (2006). Evaluation of the plant growth model I GREENLAB-Maize. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 32, 956-963. (in Chinese with English abstract)

Perttunen J, Nikinmaa E, Lechowicz MJ, Sievänen R, Messierk C (2001). Application of the functional-structural tree model LIGNUM to sugar maple saplings (*Acer saccharum* Marsh) growing in forest gaps. *Annals of Botany*, 88, 471-481.

Perttunen J, Sievänen R (2005). Incorporating Lindenmayer systems for architectural development in a functional-structural tree model. *Ecological Modelling*, 181, 479-491.

Perttunen J, Sievänen R, Nikinmaa E (1998). LIGNUM: a model combining the structure and the functioning of trees. *Ecological Modelling*, 108, 189-198.

Perttunen J, Sievänen R, Nikinmaa E, Salminen H, Saarenmaa H, Väkevä J (1996). LIGNUM: a tree model based on simple structural units. *Annals of Botany*, 77, 87-98.

Rauscher HM, Isebrands JG, Host GE, Dickson RE, Dickmann DR, Crow TR, Michael DA (1990). ECO-PHYS: an ecophysiological growth process model for juvenile poplar. *Tree Physiology*, 7, 255-281.

Room PM, Maillette L, Hanan JS (1994). Module and metamer dynamics and virtual plants. *Advances in Ecological Research*, 25, 105-157.

Sievänen R, Nikinmaa E, Nygren P, Ozier-Lafontaine H, Perttunen J, Hakula H (2000). Components of functional-structural tree models. *Annals of Forest Science*, 57, 399-412.

Song YH (宋有洪), Guo Y (郭焱), Li BG (李保国), de Reffye Ph (2003). Virtual maize model II. Plant morphological constructing based on organ biomass accumulation. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 23, 2579-2586. (in Chinese with English abstract)

Yan HP, Kang MZ, de Reffye Ph, Dingkuhn M (2004). A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependent growth. *Annals of Botany*, 93, 591-602.

Yang D (杨东), Yang XQ (杨秀琴) (2004). Studies on biomass and productivity of *Pinus tabulaeformis* plantation in the Wufengshang of Wudu, Gansu Province. *Journal of Northwest Normal University (Natural Science)* (西北师范大学学报(自然科学版)), 40, 70-73. (in Chinese with English abstract)

Zhan ZG (展志岗), Wang YM (王一鸣), de Reffye Ph, Hu BG (胡包刚) (2001). Morphological architecture-based growth model of winter wheat. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering* (农业工程学报), 17, 6-10. (in Chinese with English abstract)

Zhan ZG, de Reffye Ph, Houllier F, Hu BG (2003). Fitting a structural functional model with plant architectural data. In: Hu BG, Jaeger M eds. *Plant Growth Modeling and Applications: 2003' International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Their Applications*. Tsinghua University Press-Springer, Beijing, 236-249.